

论拟贯众属的系统位置

卢金梅，李德铎

(中国科学院昆明植物研究所生物多样性与生物地理学重点实验室，云南 昆明 650204)

摘要：综合形态学、叶表皮解剖学、孢粉学、分子系统学及生物地理学的证据，认为拟贯众属被置于鳞毛蕨科的处理是错误的。多方面证据支持这个属与叉蕨科的一些属有着较近的亲缘关系，我们建议将拟贯众属从鳞毛蕨科中移出而暂时置于叉蕨科内。
关键词：拟贯众属；鳞毛蕨科；叉蕨科；系统学
中图分类号：Q 949 文献标识码：A 文章编号：0253-2700(2006)04-337-04

The Study on Systematic Position of *Cyclopeltis*

LU Jin-Mei, LI De-Zhu^{**}

(Laboratory for Plant Biodiversity and Biogeography, Kunming Institute of Botany,
Chinese Academy of Sciences, Kunming 650204, China)

Abstract: Based on the data from comprehensive methods involving morphology, leaf epidermis, palynology, molecular systematics and biogeography, we thought it was improper that the genus *Cyclopeltis* was placed in the family Dryopteridaceae. These evidences also indicated that the genus had more closely related to some members of Tectariaceae than any other genera of Dryopteridaceae. We suggested that the genus should be deleted from Dryopteridaceae but placed in Tectariaceae.
Key words: *Cyclopeltis*; Dryopteridaceae; Tectariaceae; Systematics

拟贯众属 (*Cyclopeltis* J. Sm.) 是基于 *Polypodium semicordatum* Swartz 建立的一个热带小属，包括 4~6 个种，分布于中国南部、缅甸、马来半岛、菲律宾群岛、加里曼丹、新几内亚、加罗林群岛和热带美洲 (Copeland, 1947; Tryon and Tryon, 1982; Kramer, 1990; 孔宪需等, 2001)。中国仅分布有一个种——拟贯众 *Cyclopeltis crenata* (Fée) C. Chr., 产于海南。这个属的叶片一回羽状，羽片以关节着生于叶轴上，无柄，下侧耳状凸起并覆盖叶轴；囊群盖圆形，盾状着生。

1 研究背景

自建立以来的 160 年间，拟贯众属的系统位

置一直存在着争议。国外的学者一般将其作为叉蕨类群中的一个属处理 (Holttum, 1954; Salgado, 1982)。Copeland (1947) 认为拟贯众属与耳蕨属、*Didymochlaena* Desv. 有比较近缘的关系。基于两个重要的形态特征——盾状囊群盖和肋毛蕨型叶轴，Pichi-Sermolli (1977) 认为这个属与肋毛蕨也有更近的亲缘关系，并将其和肋毛蕨属、*Didymochlaena* 置于一个类群中。Holttum (1987) 在总结叉蕨属及相近类群的关系时，将拟贯众属置于肋毛蕨属和叉蕨属之间。而 Tryon and Lugardon (1991) 则认为拟贯众属的孢子纹饰类型介于肋毛蕨属和鳞毛蕨属之间。Kramer (1990) 在“维管植物科属志”中，虽也将拟贯

基金项目：科技部国家科技基础条件平台工作项目 (2004DKA30430, 2005DKA21006) 和吴征镒先生云南省突出贡献奖 (2001 年度) 资助项目 (KIB-WU-2001-03)
通讯联系人 Corresponding author. E-mail: dzl@mail.kib.ac.cn
收稿日期：2005-11-18, 2006-02-21 接受发表
作者简介：卢金梅 (1977-), 博士研究生，主要从事鳞毛蕨科的系统学及生物地理学研究。

众属作为叉蕨类群的成员对待，但他依然不能确认这个属的亲缘关系。与国际上存在的这些争议不同，中国的蕨类学家们一直将拟贯众属作为鳞毛蕨科耳蕨族的一个属（秦仁昌，1978；吴兆洪和秦仁昌，1991；孔宪需等，2001）。

2 拟贯众属的系统学研究

为了确定拟贯众属的系统位置及其近缘类

群，现采用形态学、叶表皮解剖学、孢粉学、分子系统学及生物地理学等多学科的研究手段进行综合研究。

2.1 形态学

鳞毛蕨科一个很重要的特征是叶轴、各回羽轴及羽片或小羽片主脉腹面具有沟槽，而拟贯众属的叶轴及羽片主脉腹面并没有明显的纵沟。这个属的叶轴和毛被的形状与肋毛蕨属有一些相似

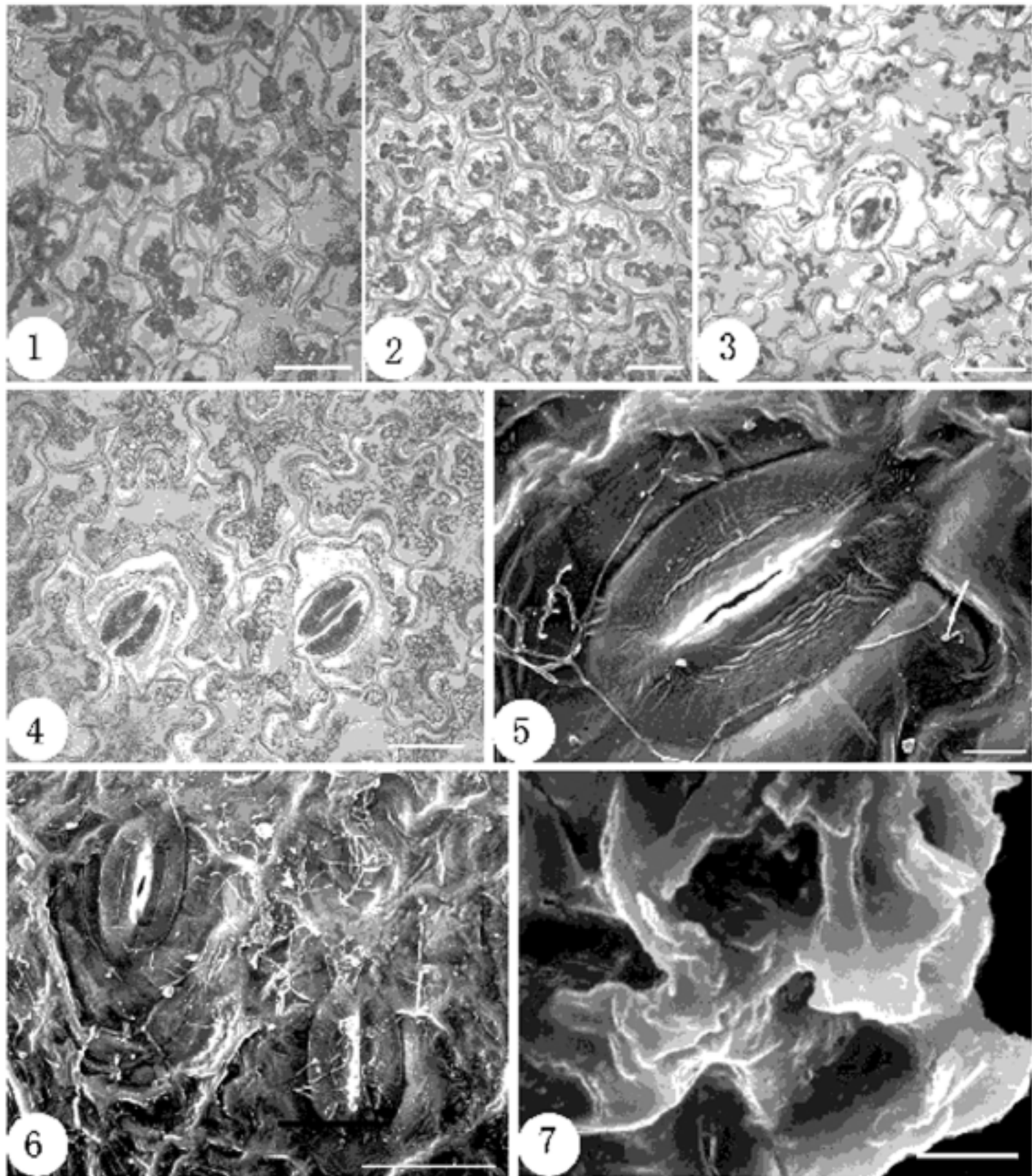


图 1 1, 2 . 光学显微镜下叶上表皮特征: 1 . *C. semicrenata*, 2 . 拟贯众; 3, 4 . 光学显微镜下叶下表皮特征: 3 . *C. semicrenata*, 4 . 拟贯众; 5, 6 . *C. crenata* 扫描电镜下气孔器特征; 7 . 拟贯众扫描电镜下孢子表面纹饰

Fig . 1 1, 2 . Characteristics of adaxial epidermis (LM): 1 . *C. semicrenata*, 2 . *C. crenata*; 3, 4 . Characteristics of abaxial epidermis (LM) . 3 . *C. semicrenata*, 4 . *C. crenata*; 5, 6 . Characteristics of stomata apparatus of *C. crenata* under scanning electron microscopy (SEM); 7 . Spore sculpture of *C. crenata* (SEM)

(Holttum, 1954; Tryon and Lugardon, 1991), 暗示着它们之间可能有较近的亲缘关系。此外, 拟贯众属有一个最值得注意的形态性状——羽片以关节着生在叶轴上, 这使得其在鳞毛蕨科中成为一个异质的成员, 也正是因为这个性状更增加了推断其系统位置的困难性。

2.2 叶表皮解剖学

拟贯众属的叶表皮细胞在光学显微镜下为多边形和不规则形, 垂周壁平直、弓形、波状至深波状。下表皮细胞垂周壁的波状幅度明显大于上表皮细胞, 下表皮细胞的垂周壁波状至深波状, 而上表皮的垂周壁平直、形成不规则的多边形。气孔器仅分布于叶片的下表皮, 气孔类型为完全的极附型 (图 1: 1~4)。在鳞毛蕨科内, 极附型的气孔类型总是伴随其它类型一起出现, 不形成主要的气孔类型 (分布于南美洲的 *Phanerophlebia* 除外)。未经物理作用和化学药品处理的拟贯众植物的下表皮在扫描电镜下可见被很多柔毛。这些特征显示拟贯众属的叶解剖特征与鳞毛蕨科的并不一致。

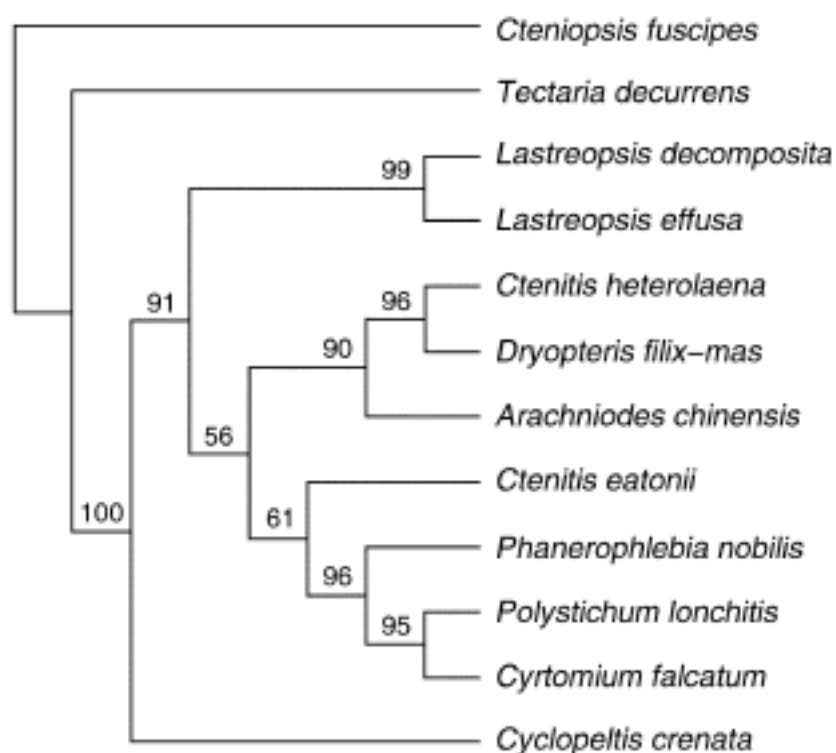


图 2 基于 *rbcL* 序列的唯一最大简约树

Fig. 2 The single strict most parsimonious tree derived from the analysis of *rbcL* sequence data

2.3 孢粉学

Tryon and Lugardon (1991) 的研究表明拟贯众属的孢子表面隆起的褶皱形成脊或小瘤, 或为具刺的翅状纹饰。这些特征相似于肋毛蕨属和鳞毛蕨属。目前的孢粉学研究结果与 Tryon and Lu-

gardon (1991) 一致, 拟贯众的孢子表面纹饰为翅状 (图 1: 7)。这种类型的孢子纹饰在鳞毛蕨科中并不多见。

2.4 分子系统学

我们对拟贯众属、鳞毛蕨科的另外 5 个属和叉蕨科的 4 个属进行了 *rbcL* 和 *trnL-F* 两个叶绿体序列的测定及其分子系统学分析。无论是 *rbcL* 还是 *trnL-F* 序列的 MP 分析, 都得到了唯一的一棵最简约树 (图 2, 3), 而且两棵树的拓扑结构高度一致, 都得到较高靴带值的支持。在这两棵树中, 拟贯众属并没有聚入耳蕨族的分支内部甚至没有聚入鳞毛蕨科的分支内, 而是聚在了叉蕨类群的内部。

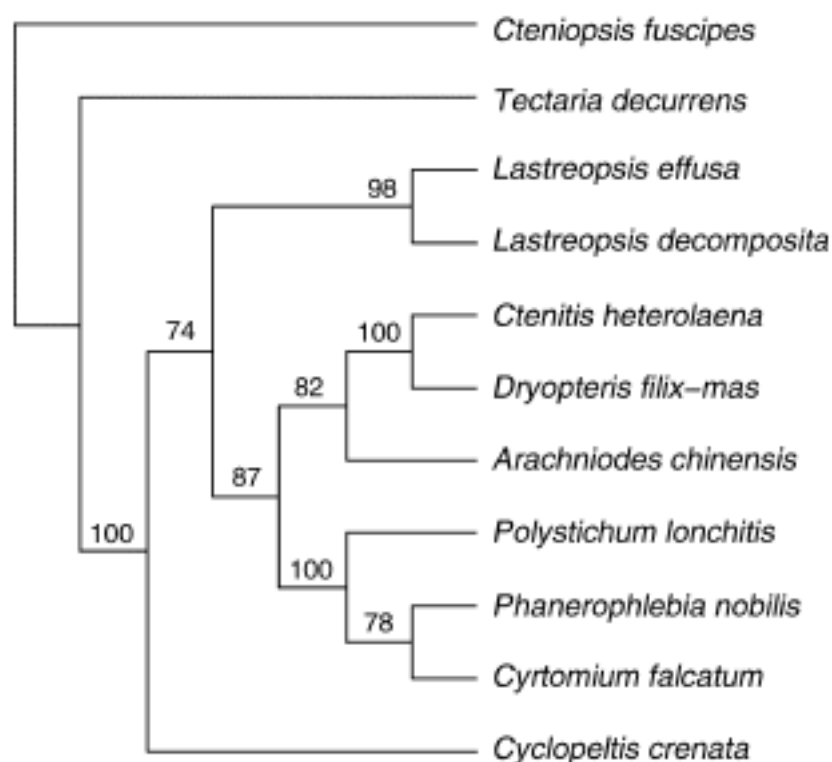


图 3 基于 *trnL-F* 序列的唯一最大简约树

Fig. 3 The single strict most parsimonious tree derived from the analysis of *trnL-F* sequence data

一些非编码区的插入 缺失也具有系统信息。Natali 等 (1995) 发现和碱基替代一致, 一些缺失也可以用来定义茜草科的单系类群。经过比对排序后的矩阵中, 鳞毛蕨科的属种在 *trnL-F* 基因间区 994 - 1002 碱基位点处有一个 9 个碱基的插入片段 (虽然有个别种的个别碱基发生了替代) ——CCGAGATAG, 而拟贯众属和叉蕨类一样缺少这个插入片段 (图 4)。因此, 可以假设这个插入片段可用来定义单系的鳞毛蕨科, 这种假设在鳞毛蕨科更大的分析矩阵中也得到了验证。

2.5 生物地理学

拟贯众属是一个热带分布的属, 生长于阴暗

的地方，石灰岩地区几乎没有分布。鳞毛蕨科的其它属则广布于世界各洲的温带和亚热带高山，尤其集中分布于北温带，东亚和东南亚的山区分布有大量的属种（秦仁昌，1965；吴兆洪和秦仁

昌，1991；武素功等，2000）。耳蕨类群主要分布于高山地区，其中贯众属和柳叶蕨属等更是主要生长于石灰岩地区。拟贯众属的热带分布区别于温带分布的鳞毛蕨科却类似于叉蕨类群。

	[961	1020]
<i>Polystichum lonchitis</i>	GT-----TAACTTTTATCC-TAAA-TGAGTTGGCCCAGATAGCCGAGGTAGCTCAGTCGG	
<i>Phanerophlebia nobilis</i>	GT-----TAACTTCTATCCGTAAA-TGAGTTAGCCGAGATAGCCGAGATAGCTCAGTCGG	
<i>Cyrtomium falcatum</i>	TTCTAACTAACTTCTATCCGTAAA-TGATTTGGCCGAGATAGCCGAGATAGCTCAGTCGG	
<i>Arachniodes chinensis</i>	GT-----TAAATTTTATCCATAAA-TGAGTTGGTCGAGGTAGCCGAGATAGCTCAGTCGG	
<i>Dryopteris filix-mas</i>	GT-----TAACTTTTATCCGTAAAATGAGTTGGCTAAGATAGCCGAGATAGCT-----	
<i>Ctenitis heterolaena</i>	GT-----TAACTTTTATCCGTAAA-TAAGTTGGTCGAGATAGCCGAGATAGCTCAGTCGG	
<i>Cyclopeltis crenata</i>	TT-----TAAGTTTATCCATAAA-CAAGTTGG-----CCGAGATAGCTCAGTTGG	
<i>Lastreopsis effusa</i>	GT-----TAACTTTGATCTGTAAA-TGAATTGG-----CCGAGATAGCTCAGTCGG	
<i>Lastreopsis decomposita</i>	AT-----TAACTTTTATTTGTAAA-TGAGTTGG-----CCGAGATAGCTCAGTCGG	
<i>Tectaria decurrens</i>	GT-----TTTTATCCGTAAA-TGAGTTGG-----CCGAGATAGCTCAGTCGG	
<i>Cteniopsis fuscipes</i>	GT-----TCCTACTCGTAAA-TGAGTTGG-----CCGAGATAGCTCAGTCGG	

图 4 trnL-F 序列矩阵

Fig . 4 The matrix of trnL-F sequence

综合以上形态学、叶表皮解剖学、孢粉学、分子系统学及生物地理学多方面的证据，笔者认为拟贯众属被置于鳞毛蕨科中的处理是错误的。以 Holttum 为首的国外的蕨类学家们一直将这个类群置于叉蕨类中处理。目前多方面证据也表明这个属与叉蕨科的类群近缘，因此建议将其从鳞毛蕨科中移出而暂时放入叉蕨科内。至于这个属在叉蕨科内具体的系统位置如何，有待来自叉蕨科的更多成员的多方面的研究。

致谢 感谢金效华博士帮助采集标本，樊熙楷先生在电镜扫描中提供帮助。

[参 考 文 献]

孔宪需等，2001 . 中国植物志第五卷第二分册 [M] . 北京：科学出版社
吴兆洪和秦仁昌，1991 . 中国蕨类植物科属志 [M] . 北京：科学出版社
武素功等，2000 . 中国植物志第五卷第一分册 [M] . 北京：科学出版社
Ching RC (秦仁昌)，1965 . Dryopteridaceae——A new fern family [J] . *Acta Phytotax Sin* (植物分类学报)，10: 1—5
Ching RC (秦仁昌)，1978 . The Chinese fern families and genera:

systematic arrangement and historical origin [J] . *Acta Phytotax Sin* (植物分类学报)，16 (3): 1—59, 16 (4): 16—37
Copeland EB, 1947 . Genera Filicum [M] . The Chronica Botanica Company
Holttum RE, 1954 . Revised Flora of Malaya II . Ferns of Malaya [M] . Singapore: Govt . Printing Office
Holttum RE, 1987 . Studies in the fern-genera allied to *Tectaria* Cav . VI . A conspectus of genera in the Old World regarded as related to *Tectaria*, with descriptions of two genera [J] . *Gard Bull Singapore*, 39: 153—167
Kramer KU, 1990 . Dryopteridaceae [A] . In: Kubitzki K, ed . The Families and Genera of Vascular Plants Vol . 1 . [M] . Berlin: Springer-Verlag
Natali A, Manen JF, Ehrendorfer F, 1995 . Phylogeny of the Rubiaceae-Rubioideae, in particular the tribe Rubieae: evidence from a non-coding chloroplast DNA sequence [J] . *Ann Missouri Bot Gard*, 82: 428—439
Pichi-Sermolli REG, 1977 . Tentamen Pteridophytorum genera in taxonomicum ordinem redigendi [J] . *Webbia*, 31: 313—512
Salgado AE, 1982 . Venation pattern in Philippine tectaroid ferns . De la Salle Univ ., Monograph no . 3, Manila, Philippines, 87
Tryon AF, Lugardon B, 1991 . Spores of the Pteridophyta: Surface, Wall Structure, and Diversity Based on Electron Microscope Studies [M] . New York: Springer-Verlag
Tryon MR, Tryon AF, 1982 . Ferns and Allied Plants: with Special Reference to Tropical America [M] . New York: Springer-Verlag